

# Bryophytes, ancienneté et maturité des forêts

par Jaoua CELLE<sup>1</sup>, Marine POUVREAU<sup>1</sup> et Anne VILLEMÉY<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Conservatoire botanique national du Massif central  
Le Bourg  
43230 CHAVANAC-LAFAYETTE  
Tél. : 04 71 77 55 65  
Courriel : jaoua.celle@cbnmc.fr  
Site Internet : <http://www.cbnmc.fr/>

**Résumé :** Les forêts sont des phytocénoses qui hébergent une grande richesse bryologique en lien avec la diversité des micro-habitats. Parmi les nombreuses publications concernant les bryophytes et les forêts, une très large majorité traite de la maturité des forêts et plus rarement de l'ancienneté. Ainsi, les travaux relatifs à la bryoflore associée au bois mort sont très nombreux et mettent en évidence leur grande sensibilité aux diverses modifications fonctionnelles liées à la gestion sylvicole. En revanche, la démarche d'utiliser les bryophytes comme bioindicateurs est assez récente et relativement peu développée. Les listes de bryophytes indicatrices de forêts anciennes issues des différentes publications sont très différentes les unes des autres. L'analyse que nous avons menée de notre côté sur les données bryologiques du Massif central nous a permis d'obtenir une liste d'espèces indicatrices que nous avons testé sur le terrain. Le protocole élaboré et testé ne s'intéressait qu'aux bryophytes du sol, le compartiment saxicole stricte (rochers) et saprologoniques (bois pourrissants) ayant été exclu (car nécessitant un niveau avancé en bryologie). Ce test peu concluant nous amène à revoir notre approche de manière critique. Des propositions d'amélioration sont faites afin d'améliorer cet outil, avec l'intégration du compartiment saprologonique et de son cortège qui semble assez prometteur en terme d'indication de l'ancienneté. Mais ces améliorations nécessiteront d'être testées sur le terrain avant de produire un « outil bryophyte » opérationnel. Enfin, si l'ancienneté est un sujet de préoccupation important, celui-ci ne doit pas masquer l'importance de la maturité dans les problématiques de gestion et de conservation de la bryoflore. Les nouveaux objectifs de mobilisation du bois à l'échelle du Massif central semblent difficilement compatibles avec la préservation du patrimoine bryologique remarquable, comme en témoigne de très nombreuses publications d'Europe de l'Est et du Nord.

**Mots-clés :** Forêts anciennes – espèces indicatrices – bryophytes – maturité – saprologoniques

Le CBN Massif central coordonne la réalisation d'une « **boîte à outils** » spécifique aux **forêts anciennes du Massif central**. Ces outils permettent d'identifier et localiser les forêts anciennes du Massif central, de caractériser leur maturité, leur état de conservation et la biodiversité potentielle qu'elles abritent. Ils sont destinés à donner des éléments factuels pour identifier et hiérarchiser les enjeux locaux en termes de conservation, éclairer les choix de gestion et orienter les actions.

Retrouvez l'ensemble des indicateurs mis au point par le CBN Massif central et ses partenaires, ainsi que les résultats de l'enquête sur les forêts anciennes et matures du Massif central sur notre site internet [http://cbnmc.fr/forets\\_anciennes](http://cbnmc.fr/forets_anciennes)

Conservatoire Botanique National



Rédaction

Partenaires financiers



Le projet « Outils pour identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central » est cofinancé(e) par l'Union européenne. L'Europe s'engage dans le Massif central avec le fonds européen de développement régional.

Conservatoire Botanique National



Coordination



## Introduction

A l'échelle des paysages, les forêts sont un des éléments majeurs qui contribuent à la diversité bryologique (VANDERPOORTEN *et al.* 2005). Le couvert forestier favorise une forte humidité atmosphérique, des radiations lumineuses diffuses et des conditions thermiques et hydriques tamponnées, ce qui permet l'expression de nombreuses communautés bryophytiques spécialisées (PIKE *et al.* 1975 ; EDWARDS 1986 ; LESICA *et al.* 1991 ; RAMBO & MUIR 1998). Ces communautés ont fait l'objet de diverses études descriptives, comme dans les travaux de GILLET (1986) ou de BARDAT (1989) pour la France, et sont reprises dans le prodrome des associations bryologiques de MARSTALLER (2006).

Du fait de leurs exigences écologiques variées (lumière, humidité, nature du substrat, ...), les bryophytes occupent une large gamme de micro-habitats au sein du système forestier, que l'on peut présenter succinctement sous forme de quelques grands groupes :

- les épiphytes qui colonisent les troncs et les branches des arbres vivants accueillent des bryocénoses spécialisées très diversifiées où les radiations lumineuses et la nature de l'écorce en lien avec l'essence du phorophyte (ou arbre support) jouent un rôle majeur dans leur structuration (PIKE *et al.* 1977 ; SILLETT 1995 ; LYONS *et al.* 2000) ;
- des cortèges saprologiques sont clairement identifiés comme dépendant d'une certaine « naturalité », notamment en termes de volume de bois morts présent et de diversité de stade de décomposition (GUSTAFSSON & HALLINGBÄCK 1988 ; VELLAK & PAAL 1999 ; HALLINGBÄCK & HODGETTS 2000 ; LAAKA-LINDBERG *et al.* 2005) ;
- les communautés humicoles sont fortement dépendantes des types d'humus, eux même conditionnés par les dépôts de matières organiques du cycle sylvigénétique, ainsi que de la diversité des réceptacles potentiels (sol, rochers et base des troncs) (CELLE *et al.* 2014) ;
- les communautés terricoles peuvent également témoigner de diverses perturbations naturelles en lien avec l'écosystème forestier (assiettes de chablis, activité de la faune sauvage). Toutefois ces cortèges s'observent aujourd'hui beaucoup plus fréquemment dans des habitats linéaires de substitution (le long de talus, de pistes...) en lien avec l'artificialisation des forêts (CELLE *et al.* 2014) ;
- les communautés saxicoles et les saxico-humicoles sont moins directement liées à l'écosystème forestier, mais la forêt joue parfois un rôle indirect important par le maintien d'ambiances ombragées et de forte humidité locale, favorables à certaines espèces à affinité océaniques des substrats rocheux (HUGONNOT *et al.* 2013).

Les bryophytes sont donc un groupe d'espèces fortement dépendantes de la nature, de la structure et de la fonctionnalité des forêts. En effet, la diversité et la typicité des cortèges bryophytiques sont directement liés à l'existence des différentes étapes du cycle sylvigénétique et de celui de la matière organique, créateurs de nombreux micro-habitats favorables aux bryophytes à des échelles spatiales et temporelles différentes (CELLE *et al.* 2014). Ce groupe taxonomique représente aujourd'hui en France un peu plus de 1200 espèces et l'Auvergne en compte actuellement 883 (HUGONNOT *et al.* 2015 ; HUGONNOT & CELLE 2013).

## Synthèse des études

Bien que de nombreuses publications traitent des bryophytes et des forêts, l'essentiel des travaux publiés ne concerne que la maturité des forêts au travers de l'étude de l'impact de la gestion sylvicole sur la bryoflore, et assez rarement de l'ancienneté au sens d'une continuité temporelle d'un usage forestier du sol.

De très nombreuses études mettent en évidence les facteurs explicatifs de la répartition ou variations de la diversité bryologique en fonction de différentes échelles, ou modalité de gestion (GUSTAFSSON & HALLINGBÄCK 1988 ; ÓDOR & STANDOVAR 2001 ; VANDERPOORTEN *et al.* 2005). La grande sensibilité des bryophytes vis-à-vis de la gestion des écosystèmes forestiers est très documentée (ANDERSSON & HYTTEBORN 1991 ; VELLAK & INGERPUU 2005 ; FREGO 2007 ; HODGETTS, 1996 ; ÓDOR & STANDOVAR 2001). HOFMEISTER *et al.* 2015 montrent, tout comme les études précédentes, que la richesse bryologique est plus faible dans les forêts gérées que dans les forêts non-gérées. Ces dernières sont, en effet, les seules à pouvoir offrir des habitats favorables (forte quantité de bois mort ou arbres vivants de gros diamètre) à l'accueil des bryophytes rares. Ainsi l'ensemble de ces

travaux montre que l'exploitation forestière engendre la perte des composantes de maturité des forêts et par conséquent une faible diversité des communautés bryophytiques. SÖDERSTRÖM (1988) et FENTON & FREGO (2005) ont montré que les fortes éclaircies et les coupes à blanc, entraînant des mises en lumière brutales, provoquent la quasi-disparition des cortèges les plus sciaphiles, ce qui implique également un potentiel en terme d'indication de perte de continuité du couvert arboré. Enfin quelques travaux soulignent l'intérêt des vieilles forêts pour la conservation de nombreuses bryophytes remarquables qui leur sont strictement inféodées (SÖDERSTRÖM 1989 ; ECCB 1995 ; ÓDOR 2002).

Les bryophytes liées au bois mort (dites saprolignicoles) ont fait l'objet de très nombreux travaux et méritent d'être exposés plus en détails. La diversité des cortèges de bryophytes colonisant le bois mort dépend fortement du caractère « naturel » des forêts (généralement considéré sous l'angle de la maturité) (GUSTAFSSON & HALLINGBÄCK 1988 ; VELLAK & PAAL 1999 ; HALLINGBÄCK & HODGETTS 2000 ; LAAKA-LINDBERG *et al.* 2005 ; ÓDOR *et al.* 2005). Ces espèces sont parmi les premières plantes à coloniser les bois morts et la composition bryologique dépend de nombreux autres facteurs : stade de décomposition du bois et des processus chimiques en jeu (ZIELONKA & PIATEK 2004), essence (ĀBOLINA 1968), diamètre du tronc (BERMANIS & SPUNGIS 2002), ambiance et conditions de décomposition (ÓDOR & STANDOVAR 2001 ; LINDSTRÖM 2003 ; JÁNŠOVA & SOLDÁN 2006). L'humidité est très importante notamment pour les hépatiques qui sont sensibles aux changements microclimatiques (HALLINGBÄCK & HOLMÅSEN 2000). La diversité des bryophytes epixyliques est également fortement dépendante des volumes de bois mort (MÜLLER *et al.* 2015 ; ÓDOR & STANDOVAR 2002 ; PYLE & BROWN 2002 ; ÓDOR *et al.* 2006), qui sont souvent des substrats temporaires et très dispersés (BAMBE 2008). Une grande proportion d'hépatiques colonisent les bois pourrissants (VELLAK & PAAL 1999), et beaucoup d'entre elles ont une niche écologique restreinte (SUSKO 1998 ; LAAKA-LINDBERG *et al.* 2005). De plus, les bryophytes inféodées au bois mort pourrissant sont assez nombreuses, souvent rares avec de petites populations instables et dont les capacités de dispersion sont limitées (ÓDOR & STANDOVAR 2001 ; BALDWIN & BRADFIELD 2007). ROLSTAD *et al.* (2002) formulent de nombreuses critiques sur le choix d'espèces indicatrices de la continuité forestière (au sens de l'ancienneté). Ils insistent sur le fait que les espèces, pour être retenues, doivent être liées à des sites à forte ancienneté, avec des niches écologiques étroites, et de faibles capacités de dispersion. Au vu des traits des espèces exposés, notamment saprolignicoles, et d'autres travaux portant sur les capacités limitées de dispersion concernant certains cortèges de bryophytes forestières (SÖDERSTRÖM 1987 ; KIMMERER 2005), il semble que les bryophytes possèdent les atouts nécessaires pour postuler en tant qu'espèces indicatrices.

Jusqu'à une époque assez récente, seul FREGO (2007) pointait du doigt les bryophytes comme de précieux indicateurs de l'intégrité forestière (notion qui recouvre à la fois une biodiversité naturelle, une structure forestière et la continuité au sens ancienneté). La synthèse réalisée par cet auteur soulignait le potentiel indicateurs des bryophytes de par leur caractéristiques, tout en rappelant que des recherches ultérieures (notamment concernant la biologie et l'autécologie des espèces) étaient nécessaires afin de définir et de calibrer des méthodologies standardisées et fiables. Ces dernières années, différentes publications se sont intéressées plus spécifiquement à la question de la continuité forestière et des bryophytes en mettant en évidence des espèces indicatrices de forêts anciennes (DAMBRINE *et al.* 2007, WOODLAND TRUST 2007, FRITZ *et al.* 2008, PAAL *et al.* 2011, MOLDER *et al.* 2015, BERGES *et al.* 2016). Ces travaux, dont nous détaillons la teneur dans la partie suivante, ont, tous, la particularité d'avoir une analyse statistique de leurs données. Nous avons volontairement laissé de côté d'autres travaux comme (FICHTNER & LÜDERITZ 2013) dont l'approche, plus empirique, est basée sur le « dire d'expert ».

## Listes d'espèces indicatrices et outil opérationnel

Nous aborderons plusieurs approches pour l'établissement des listes de bryophytes indicatrices et leur utilisation sous forme d'outil opérationnel. Dans un premier temps, nous présentons la synthèse des espèces listées dans les publications européennes évoquées précédemment, puis nous exposons l'analyse du jeu de données issues de CHLORIS® comme cela a été développé pour l'outil « Flore » et enfin nous terminons avec un premier test sur le terrain d'un protocole réalisé cette année.

### Listes d'espèces issues de la bibliographie

Les principaux travaux mettant en évidence des bryophytes indicatrices des forêts anciennes sont les suivants : FRITZ *et al.* (2008) sur les forêts du sud de la Suède, PAAL *et al.* (2011) sur les forêts estoniennes, WOODLAND TRUST (2007) en Irlande du Nord et MOLDER *et al.* 2015 dans une région d'Allemagne. En France, deux études seulement font émerger des bryophytes corrélées aux forêts anciennes. BERGES *et al.* (2016) ont étudié différents groupes

taxonomiques dans les forêts de la moitié nord de la France et ont notamment mis en évidence cinq bryophytes plus fréquentes en forêts anciennes. En forêt de Tronçais, DAMBRINE *et al.* (2007) ont également mis en évidence 3 espèces liées aux forêts anciennes et 2 aux forêts récentes. Les différentes espèces proposées par ces auteurs comme indicatrices de forêts anciennes ou récentes sont réunies dans le Tableau 1.

Préalablement à l'analyse et la comparaison de ces listes, il faut préciser qu'à l'échelle européenne existe une très grande homogénéité de la bryoflore avec une part d'endémisme quasi inexistante. L'analyse de ce tableau, où figurent 76 espèces, montre une très grande hétérogénéité dans les taxons proposés. D'autre part, certaines espèces sont considérées comme indicatrices de forêts anciennes chez certains auteurs et de forêts récentes pour d'autres. Parmi les six études comparées, seules 4 espèces sont citées au moins 2 fois: *Leucobryum glaucum*, *Neckera complanata*, *Polytrichastrum formosum*, *Thuidium tamariscinum*. Cette grande hétérogénéité dans les résultats est probablement multifactorielle. Les méthodologies de recueil des données, le type d'échantillonnage et d'analyse, ainsi que les contextes historiques et biogéographiques variés sont les causes les plus probables de la faible redondance des résultats entre les différentes études. On remarque également que l'essentiel des espèces qui composent ces groupes sont des espèces communes en Europe occidentale, à large amplitude écologique, majoritairement humicoles, terricoles ou humo-saxicoles, s'observant au sol. En outre, on constate l'absence totale d'espèces rares. La plupart des études ne mettent en évidence, d'ailleurs, qu'un faible nombre d'espèces. Seule une étude comporte beaucoup de taxons, celle conduite par MÖLDER *et al.* 2015, dans une grande région d'Allemagne. L'analogie en termes biogéographiques avec l'Auvergne (influence continentale), de diversité géologique et altitudinale similaires nous incite à détailler un peu plus les résultats de ces travaux.

Etude	Molder et al. 2015	Bergès et al. 2016	Paal et al. 2011	Dambrine et al. 2007	Fritz et al. 2008	Woodland trust 2007		
Zone d'étude	Allemagne	France Moitié Nord	Estonie	France forêt de Tronçais	Suède Sud	Irlande Nord		
Espèce							nb FA	nb FR
<i>Amblystegium tenax</i>	FA						1	0
<i>Aulacomnium palustre</i>	FR						0	1
<i>Atrichum undulatum</i>		FA	FR				1	1
<i>Bartramia pomiformis</i>	FR						0	1
<i>Brachythecium albicans</i>	FR						0	1
<i>Brachythecium oedipodium</i>			FA				1	0
<i>Brachythecium plumosum</i>	FA						1	0
<i>Brachythecium rutabulum</i>			FR				0	1
<i>Campylopus flexuosus</i>	FR						0	1
<i>Campylopus introflexus</i>	FR						0	1
<i>Cephalozia connivens</i>	FR						0	1
<i>Cephaloziella divaricata</i>	FR						0	1
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	FA						1	0
<i>Conocephalum conicum</i>	FA						1	0
<i>Cratoneuron filicinum</i>	FA						1	0
<i>Dicranella cerviculata</i>	FR						0	1
<i>Dicranella heteromalla</i>				FA			1	0
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	FR						0	1
<i>Dicranum majus</i>	FA						1	0
<i>Dicranum montanum</i>	FA						1	0
<i>Dicranum scoparium</i>		FA					1	0
<i>Dicranum tauricum</i>	FA						1	0
<i>Diplophyllum albicans</i>	FA						1	0
<i>Drepanocladus aduncus</i>	FR						0	1
<i>Eurhynchium striatum</i>	FA						1	0
<i>Fissidens bryoides</i>	FA						1	0
<i>Fissidens taxifolius</i>	FA			FR			1	1
<i>Gymnocolea inflata</i>	FR						0	1
<i>Herzogiella seligeri</i>	FA						1	0
<i>Hookeria lucens</i>						FA	1	0
<i>Homalia trichomanoides</i>	FA						1	0
<i>Homalothecium sericeum</i>					FA		1	0
<i>Hylocomium splendens</i>	FR		FA				1	1
<i>Hypnum lacunosum</i>	FR						0	1
<i>Isothecium alopecuroides</i>	FA						1	0
<i>Isothecium myosuroides</i>	FA						1	0
<i>Lepidozia reptans</i>	FA						1	0

<i>Leucobryum glaucum</i>	FA	FA		FA			3	0
<i>Lophozia excisa</i>	FR						0	1
<i>Lophozia ventricosa</i>	FR						0	1
<i>Metzgeria furcata</i>	FA						1	0
<i>Neckera complanata</i>	FA				FA		2	0
<i>Neckera crispa</i>					FA		1	0
<i>Neckera pumila</i>					FA		1	0
<i>Odontoschisma sphagni</i>	FR						0	1
<i>Pellia epiphylla</i>	FA						1	0
<i>Plagiochila asplenioides</i>	FA						1	0
<i>Plagiochila porelloides</i>	FA						1	0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>			FR				0	1
<i>Plagiomnium undulatum</i>	FA			FR			1	1
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	FA						1	0
<i>Plagiothecium laetum</i>	FA						1	0
<i>Pleurozium schreberi</i>	FR						0	1
<i>Pogonatum nanum</i>	FR						0	1
<i>Polytrichum commune</i>	FR						0	1
<i>Polytrichum juniperinum</i>	FR						0	1
<i>Polytrichum longisetum</i>	FR						0	1
<i>Polytrichum piliferum</i>	FR						0	1
<i>Polytrichastrum formosum</i>		FA		FA			2	0
<i>Porella platyphylla</i>					FA		1	0
<i>Ptilidium ciliare</i>	FR						0	1
<i>Racomitrium canescens</i>	FR						0	1
<i>Rhizomnium punctatum</i>	FA						1	0
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	FA						1	0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>						FA	1	0
<i>Rhodobryum roseum</i>			FA				1	0
<i>Sanionia uncinata</i>	FR		FA				1	1
<i>Scapania nemorea</i>	FA						1	0
<i>Scleropodium purum</i>	FR						0	1
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	FR						0	1
<i>Sphagnum denticulatum</i>	FR						0	1
<i>Sphagnum inundatum</i>	FR						0	1
<i>Tetraphis pellucida</i>	FA						1	0
<i>Thuidium tamariscinum</i>	FA	FA				FA	3	0
<i>Ulota phyllantha</i>	FR						0	1
<i>Zygodon rupestris</i>					FA		1	0

Tableau 1 – Listes des bryophytes indicatrices de forêts anciennes (FA) ou de forêts récentes (FR) dans les différentes publications européennes.

MÖLDER *et al.* (2015) se sont intéressés aux forêts anciennes (telles que nous les entendons) définies sur la base de cartographies forestières anciennes (environs des années 1800) à l'échelle d'un Lander du Nord de l'Allemagne (faisant environ les 2/3 de la superficie de l'Auvergne). Les auteurs ont corrélé les occurrences des bryophytes et le pourcentage de forêts anciennes et récentes afin d'établir une liste d'espèces indicatrices de forêts anciennes.

La liste de MÖLDER *et al.* (2015) est en réalité constituée de trois groupes d'espèces : deux groupes indicateurs de forêts anciennes, et un de forêts récentes. Le premier groupe, constitué de 17 espèces (groupe à *Eurhynchium striatum*), est lié aux forêts caducifoliées sur sols basiques à forte humidité, et le second groupe de 14 espèces (groupe à *Leucobryum glaucum*) correspond à un cortège acidiphile des hêtraies acidiphiles et des forêts mixtes ou de conifères. Un troisième groupe, indicateurs de forêts récentes (groupe à *Pleurozium scheberi*) a également été identifié et comporte 30 espèces.

Malheureusement, tout comme les autres études qui ont une approche inductive, aucune démarche déductive (basée sur des protocoles permettant de tester sur le terrain l'utilisation et la validité de ces listes) n'a été réalisée à notre connaissance. En effet, il convient de rappeler qu'avec ces approches statistiques une espèce indicatrice de forêt ancienne, par exemple, a une occurrence statistiquement plus forte en forêt ancienne qu'en forêt récente, et non le fait qu'une espèce n'ait été observée en forêt ancienne seulement et est absente des forêts récentes.

### **Liste d'espèce obtenue via l'analyse des données CHLORIS®**

A partir des données bryologiques contenues dans la base de données CHLORIS® du Conservatoire botanique du Massif central, nous avons établi des listes d'espèces indicatrices de forêts anciennes ou récentes, selon la même méthodologie que pour la flore trachéophyte. Nous résumons ici succinctement la méthode d'analyse, de plus amples détails sont disponibles dans la fiche concernant l' « outil Flore ».

En se basant sur les cartes de l'Etat-major, nous avons comparé les fréquences de chaque espèce entre forêts présumées anciennes et récentes, tout en tenant compte d'autres facteurs environnementaux susceptibles d'influencer leur présence. Nous avons, ainsi, constitué des listes de bryophytes dont la fréquence est significativement plus importante dans un type de forêt que dans l'autre (ancienne/récente). Toutefois, nous n'avons pas pu définir les seuils comme pour les trachéophytes, afin de tester des indicateurs, car le lot de données ne pouvait être scindé en deux, vu le nombre de données bryologiques disponibles dans la base. Les listes d'espèces les plus pertinentes sont celles basées sur l'association des données en zone continentale et atlantique. Les listes obtenues sont les suivantes :

#### **Espèces indicatrices de forêts anciennes**

*Atrichum undulatum*  
*Buxbaumia viridis*  
*Dicranum scoparium*  
*Diplophyllum albicans*  
*Isothecium alopecuroides*  
*Lepidozia reptans*  
*Leucobryum glaucum*  
*Marsupella emarginata*  
*Mnium hornum*  
*Plagiochila porelloides*  
*Polytrichastrum formosum*  
*Rhizomnium punctatum*  
*Rhytidiadelphus loreus*  
*Sphagnum palustre*  
*Tetraphis pellucida*  
*Thuidium tamariscinum*

#### **Espèces indicatrices de forêts récentes**

*Orthotrichum stramineum*  
*Pseudoscleropodium purum*

Dans cette analyse, 16 espèces ressortent comme étant statistiquement plus fréquentes en forêts anciennes qu'en forêts récentes. En revanche, seulement deux espèces sont significativement plus fréquentes en forêts récentes. A la différence de la plupart des études précédemment présentées, un petit lot d'espèce saprolognicoles (*Buxbaumia viridis*, *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans*) est considéré comme indicateur d'ancienneté dans cette étude. Comme nous l'avons exposé dans la synthèse bibliographique, les cortèges saprolognicoles font l'objet d'une connaissance assez approfondie et pourraient présenter un intérêt dans cette problématique de l'ancienneté. Le compartiment « bois mort », bien qu'à la fois lié à la maturité et à l'ancienneté, est un habitat clé dans les forêts pour de nombreux groupes taxonomiques spécialisés. De plus, ce cortège semble avoir plusieurs caractéristiques des espèces dites bio-indicatrices d'ancienneté : niche écologique restreinte à des micro-habitats très spécifiques (espèces sténoèces) et des

distances de dispersion restreinte. En revanche l'inventaire de ces communautés nécessite les compétences d'un bryologue confirmé, sur le terrain (déteabilité) et au laboratoire (déterminations). Ceci explique peut-être leur absence dans les travaux précédemment cités. Notre première analyse tendrait donc à prouver qu'indépendamment de la maturité, les espèces des bois morts pourrissants peuvent être indicatrices d'ancienneté de la forêt.

Bien que notre liste soit assez restreinte, une grande majorité des espèces sont communes avec la liste de MÖLDER *et al.* (2015). Par comparaison avec les espèces les plus citées dans l'ensemble de la bibliographie, on retrouve dans notre liste *Leucobryum glaucum*, *Polytrichastrum formosum* et *Thuidium tamariscinum*. En revanche, aucune des deux espèces que l'on considère indicatrices de forêts récentes n'avait été indiquée comme tel dans des travaux précédents. De plus, l'établissement d'un indicateur basé sur un ratio (nombre d'espèce indicatrice d'ancienneté / nombre d'espèces de forêts récentes), comme cela est développé dans l'«outil flore», semble délicat à mettre en œuvre, vu le déséquilibre et la quasi absence de bryophytes indicatrices de forêts récentes.

### **Elaboration, test et analyse d'un premier protocole de terrain**

Les bryophytes peuvent être observées toute l'année, sans contraintes phénologiques, contrairement à beaucoup de groupes taxonomiques. Leur étude requiert des personnes compétentes en bryologie, aujourd'hui peu nombreuses en France, contrairement à d'autres pays Européens comme le Royaume-Uni. L'accessibilité aux ouvrages spécialisés pour la détermination et le coup du matériel optique sont également des freins à la pratique de cette discipline. Il est toutefois possible de déterminer un peu plus d'une centaine d'espèces communes avec les guides de détermination récents (ATHERTON 2010 ; HUGONNOT *et al.* 2015), un minimum de compétences botaniques et une loupe à main (x10). C'est pourquoi, dans l'objectif d'aboutir à un outil bioindicateur de forêts anciennes, opérationnel et utilisable par des personnes non-spécialistes, nous avons axé notre protocole sur les bryophytes du sol, les plus communes et faciles à déterminer.

L'objectif de ce test méthodologique est de comparer la diversité et l'abondance des bryophytes du sol entre les parcelles de forêts anciennes et récentes à l'échelle du Massif central. Pour cela, 12 couples de placettes situées en forêts récentes / forêts anciennes, ont été choisis sur l'ensemble de notre territoire d'agrément et localisées à l'aide des cartes d'Etat-major et des photos aériennes récentes. Après quelques tests d'efficacité de l'inventaire de ces espèces *in situ*, nous avons fixé la taille de la placette à 10 m x10 m. Cette dernière doit être représentative de la parcelle choisie, en ayant toutefois (si possible) un minimum de bryophytes visibles au sol. Seules les espèces humicoles, humo-saxicoles et terricoles sont donc prises en compte dans notre protocole. Les petites espèces (dont les tiges sont inférieures à 0,5 cm) ne sont pas prises en compte. La placette est parcourue dans sa totalité en quantifiant la surface occupée en dm<sup>2</sup> pour chacune des espèces de bryophytes. Les paramètres stationnels notés à l'échelle de la placette sont : la phytocœnose (typologie d'habitats forestier), l'exposition, la pente, l'hétérogénéité ou non des classes de diamètres des arbres, les principales essences, la présence de gros bois mort au sol (aucun, peu (=1 bois mort au sol) ; beaucoup >1), la présence et la proportion le cas échéant de substrat rocheux ainsi que le pourcentage global de recouvrement des bryophytes au sol. En routine, le temps de réalisation du relevé fluctue entre 30 minutes et 1 heure, en fonction de la complexité du tapis muscinal. La collecte de quelques échantillons problématiques peut être réalisée ponctuellement pour détermination ultérieure au laboratoire. Nous avons joint à ce protocole, la recherche sur la placette et aux environs (dans un rayon de 30 mètres maximum autour de celle-ci) de *Buxbaumia viridis* (dont les capsules sont aisément identifiables) en ciblant 4 à 5 gros bois morts pourrissants à un stade avancé de décomposition. Ce protocole est réalisé de la même manière sur les placettes de forêts anciennes ou récentes afin de pouvoir réaliser un comparatif.

Les résultats 2016, obtenus à l'issue de ce premier test sur le terrain, ne sont pas analysables statistiquement vu le nombre peu élevé de placettes inventoriées, toutefois, certaines tendances peuvent être commentées. En ce qui concerne les espèces indicatrices issues de l'analyse des données CHLORIS®, plusieurs remarques peuvent être faites. Quelques espèces ont été rencontrées sur très peu de placettes : *Atrichum undulatum* (1 fois), *Sphagnum palustre* (1 fois), *Leucobryum glaucum* (2 fois, en forêts anciennes), mais il serait hasardeux de tirer des conclusions sur de si faibles occurrences.. A l'inverse certaines espèces indicatrices ont été rencontrées à de nombreuses reprises en forêts anciennes (FA) et/ou en forêts récentes (FR) : *Dicranum scoparium* (9 FA / 9 FR), *Polytrichum formosum* (10 FA / 11 FR), *Scleropodium purum* (2 FA / 9 FR), *Rhytidiadelphus loreus* (8 FA / 7 FR), *Thuidium tamariscinum* (6 FA / 5 FR). Quelques espèces apparaissent comme étant moyennement fréquentes, on peut citer : *Isothecium alopecuroides* (5 FA / 2 FR), *Mnium hornum* (4 FA / 3 FR), *Plagiochila porelloides* (4 FA / 0 FR). Donc en dehors des quelques espèces qui sont *Isothecium alopecuroides*, *Plagiochila porelloides* et *Scleropodium purum*, la plupart des bryophytes listées préalablement comme indicatrices de l'ancienneté ne montrent pas de véritable sensibilité à ce facteur lors de ce test. En ce qui concerne le nombre d'espèces indicatrices de forêt ancienne, il semble différent si l'on considère la moyenne établie sur le lot de placettes en forêts anciennes (moy=3,92 +/-1,16) et celle du lot de placettes récentes (moy=2,93 +/-0,80).

Toutefois, à l'échelle d'une parcelle il est difficile de diagnostiquer l'appartenance de la placette à une forêt ancienne ou récente, le nombre d'espèce de forêt ancienne étant généralement de 3 +/- 1. La pondération de ces données par l'abondance des espèces ne change rien à ces résultats. Toutefois la mesure de l'abondance des espèces a permis de montrer un phénomène de quasi-saturation de la strate muscinale dans toutes les placettes du montagnard supérieur, avec des recouvrements de 70 à 100%. Cette saturation par 1 ou 2 espèces de pleurocarpes (comme *Hylocomium splendens* ou *Rhytidiadelphus loreus*) s'accompagne d'une très faible diversité spécifique (souvent moins de 5 espèces au total sur la placette). Ce phénomène est un frein supplémentaire à l'utilisation d'un indice basé sur un nombre d'espèce pour évaluer l'ancienneté de forêts d'altitude.

En ce qui concerne la recherche de *Buxbaumia viridis* sur les bois morts dans et aux environs immédiats des placettes, les résultats semblent encourageant et conforter ce qui sortait de notre première analyse, puisque cette espèce a été observée dans 5 placettes en forêts anciennes, et aucune en forêts récente. Ceci souligne l'intérêt d'intégrer le compartiment bois mort dans la recherche d'espèces indicatrices et dans le protocole d'inventaire.

## Conclusion

Les bryophytes forestières sont fortement dépendantes de micro-habitats conditionnés par la qualité de la phytocœnose d'accueil. Elles sont à ce titre conditionnées par la maturité des peuplements et un grand nombre d'autres paramètres stationnels. L'influence de l'ancienneté des forêts sur la bryoflore n'a été étudiée qu'assez récemment. Les listes issues des différentes publications sont très différentes les unes des autres. L'analyse que nous avons menée de notre côté sur les données bryologiques du Massif central nous a permis d'obtenir une liste d'espèces indicatrices que nous avons testé sur le terrain.

Le protocole élaboré et testé ne s'intéressait qu'aux bryophytes du sol, le compartiment saxicole strict (rochers) et saprolognicole (bois pourrissants) ayant été exclu (car nécessitant un niveau avancé en bryologie). Ce test est loin d'être concluant et il est certainement nécessaire de revoir notre approche de manière critique. En effet, la conversion d'une liste d'espèces, obtenue via l'analyse statistique d'un grand jeu de données, en un outil opérationnel de diagnostic de l'ancienneté ou non d'une parcelle forestière pose de nombreux problèmes. Tout d'abord, le fait que les espèces rares, potentiellement les plus indicatrices, ne figurent pas dans ces listes (faute d'occurrences suffisantes pour passer les seuils de significativité) pose un vrai problème. D'autre part il ne faut pas perdre de vue que ce qui est désigné par « espèce indicatrice » après les analyses statistiques, n'est qu'une espèce qui est plus fréquente en forêt anciennes qu'en forêt récente (ou inversement). Or lorsqu'on regarde les données d'occurrences, les écarts sont souvent assez peu importants, signifiant ainsi une fidélité très relative de l'espèce à un type de forêt (ancienne ou récente).

Toutefois, plusieurs pistes positives ressortent de la confrontation de ces listes à la réalité de terrain. Deux ou trois espèces communes du sol semblent réagir assez bien au caractère ancien de la forêt et une au caractère récent lors de la mise en place de notre protocole. Une répétition de cette méthode dans une version très allégée sur un nombre plus important de placettes pourrait confirmer leur bon pouvoir indicateur. Ces espèces pourraient à minima servir « d'espèces guides » dans le cadre de protocoles multidisciplinaires n'intégrant pas uniquement les bryophytes. De plus, les espèces saprolognicoles semblent être une voie à explorer en termes d'indication comme le démontre l'analyse des données et la fréquence d'espèces comme *Buxbaumia viridis* dans les forêts anciennes. Cette perspective à une conséquence en revanche en termes d'utilisation d'un « outil Bryophyte » : la nécessaire spécialisation de l'observateur. En effet, l'inventaire de ces communautés des bois pourrissants nécessite les compétences d'un bryologue confirmé à la fois sur le terrain (déteabilité) et au laboratoire (déterminations). Cela signifie que le gain en termes de finesse d'indication d'ancienneté se ferait au détriment d'une large utilisation de l'outil. Toutefois, des formations spécifiques de personnels pourraient probablement pallier à cet inconvénient. Enfin, s'il semble que les espèces saprolognicoles pourraient également être de bonnes indicatrices potentielles d'ancienneté, des recherches sont encore nécessaires afin de proposer des listes fiables.

Si l'engouement récent pour le caractère « ancien » des forêts est tout à fait compréhensible, aux vues des menaces et des objectifs de production de bois fixés pour les années à venir, celui-ci ne doit pas faire oublier l'importance que revêt la maturité pour la bryoflore. En effet, comme pour de nombreux groupes taxonomiques, aujourd'hui et dans les années futures, les enjeux de conservation des bryophytes, que ce soit en termes de diversité ou d'espèces remarquables, sont avant tout dépendant de la maturité des forêts, en lien direct avec la gestion sylvicole. Les nouveaux objectifs de mobilisation du bois à l'échelle du Massif central semblent difficilement compatibles avec la préservation de ce patrimoine biologique. Les publications témoignant du développement de ce type de sylviculture en Europe du Nord et de l'Est sont très nombreuses et font toutes le même constat : un appauvrissement généralisé de la bryoflore avec notamment la perte, à des échelles nationales, des espèces les plus sensibles. Espérons que ce programme et le développement de cette « boîte à outils » permettra une meilleure appropriation du public et des professionnels de ces enjeux afin de concilier au mieux le maintien d'une bryodiversité optimum et une gestion sylvicole raisonnée.

## Bibliographie

- ĀBOLINA A.A. 1968. *Mosses in Latvian SSR*. Zinātne, Rīga, 329 p.
- ANDERSSON, L.I. & HYTTEBORN, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14, 121–130.
- ATHERTON, I., BOSANQUET, S. & LAWLEY, M. 2010. Mosses and Liverworts of Britain and Ireland: A Field Guide. *British Bryological Society*, 856 p.
- BALDWIN, L.K., & BRADFIELD, G.E. 2007. Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rain forests: A functional group approach. *Biological Conservation* 136, 408–422.
- BAMBE, B. 2008. Factors influencing distribution of bryophytes on dead coniferous wood. *LLU Raksti* 20, 93–102.
- BARDAT, J. 1989. *Phytosociologie et écologie des forêts de Haute-Normandie, leur place dans le contexte sylvatique ouest-européen*. Thèse université de Rouen, 627 p.
- BERGES, L., AVON, C., ARNAUDET, L., ARCHAU, F., CHAUCHARD, S. & DUPOUEY, J.-L. 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22(1), 3–16.
- BERMANIS, R., SPUNGIS, V. 2002. *Dead Wood*. Services forestiers d'Etat, Lettonie, Jelgava, 6p.
- CELLE, J., HUGONNOT, V. & RENAUX, B. 2014. Intérêt des bryophytes des micro-habitats pour le diagnostic fonctionnel des phytocénoses forestières : l'exemple de la Forêt domaniale des Chambons (Ardèche, France). *Revue d'écologie* 69(2), 85-100.
- DAMBRINE, E., DUPOUEY, J.-L., LAÛT, L., HUMBERT, L., THINON, M., BEAUFILS, T. & RICHARD, H. 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology* 88, 1430–1439.
- EDWARDS, M.E. 1986. Disturbance histories of four Snowdonian woodlands and their relation to Atlantic bryophyte distributions. *Biological Conservation* 37, 301–320.
- EUROPEAN COMMITTEE FOR CONSERVATION OF BRYOPHYTES (E.C.C.B.) 1995. *Red Data Book of European Bryophytes*. ECCB, Trondheim, 291 p.
- FENTON, N.J. & FREGO, K.A. 2005. Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation* 122, 417–430.
- FICHTNER, A. & LÜDERITZ, M., 2013. Signalarten – ein praxisnaher Beitrag zur Erfassung der Naturnähe und Biodiversität von Wäldern (Signal species – a practical tool for the assessment of naturalness and biodiversity in forest ecosystems). *Nat. Landsch* 88, 392–399.
- FREGO, K. A 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* 242 (1), 65–75.
- FRITZ, O., GUSTAFSSON, L., LARSSON, K. 2008. Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141, 655–668.
- GILLET, F. 1986. *Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental - Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse Université de Franche-Comté, Besançon, 604 p.
- GUSTAFSSON, L. & HALLINGBÄCK, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in south-west Sweden. *Biological Conservation* 44, 283–300.
- HALLINGBÄCK, T. & HODGETTS, N. 2000. *Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, 106 p.
- HALLINGBÄCK, T., HOLMÅSEN, I. 2000. *Bryophytes Fieldhandbook*. Interpublishing, Stockholm. 287 p.

- HODGETTS, N.G. 1996. *The conservation of lower plants in woodland*. Joint Nature Conservation Committee, 32 p.
- HOFMEISTER, J., HOSEK, J., HOLA, E. & NOVOZAMSKA, E. 2015. Decline in bryophyte diversity in predominant types of central European managed forests. *Biodiversity and Conservation* 24, 1391–1402.
- HUGONNOT, V., & CELLE, J. 2013. *Première liste rouge des mousses et anthocérotes d'Auvergne*. Conservatoire botanique national / Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement, 48 p.
- HUGONNOT, V., CELLE, J. & VERGNE, T. 2013. Bryophytes hyperocéaniques dans les vallons du sud-ouest du Massif central (France). *Cryptogamie, Bryologie* 34(3), 325–339.
- HUGONNOT, V., CELLE, J. & PEPIN, F. 2015. *Mousses et hépatiques de France. Manuel d'identification des espèces communes*. Biotopes, Mèze, 288 p.
- JANSOVÁ, I. & SOLDÁN, Z. 2006. The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. *Preslia* 78, 67–86.
- KIMMERER, R.W. 2005. Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests. *The Bryologist* 108(3), 391–401.
- LAACA-LINDBERG, S., POHJAMO, M. & KORPELAINEN, H. 2005. Niche breadth and niche overlap in three epixylic hepatics in a boreal old-growth forest, southern Finland. *Journal of Bryology* 27, 119–127.
- LESICA, P., MCCUNE, B., COOPER, S.V. & HONG, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69, 1745–1755.
- LINDSTRÖM, K. 2003. *Wood-living bryophyte species diversity and distribution - differences between small-stream and upland spruce forests*. Umeå University, Umeå. 19 p.
- LYONS, B., NADKARNI, N.M. & NORTH, M.P. 2000. Spatial distribution and succession of epiphytes on *Tsuga heterophylla* (western hemlock) in an old-growth Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Botany* 78, 957–968.
- MARSTALLER, R. 2006. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. — *Hausknechtia Beiheft*, 13, 1–191.
- MÖLDER, A., SCHMIDT, M., ENGEL, F., SCHÖNFELDER, E., & SCHULZ, F. 2015. Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators* 54, 12–30.
- MÜLLER, J., BOCH, S., BLASER, S., FISCHER, M., & PRATI, D. 2015. Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood. *Nova Hedwigia* 100 (3-4), 423–438.
- ÓDOR, P. & STANDOVÁR, T. 2001. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands : the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49, 219–229.
- ÓDOR, P. 2002. *The importance of coarse woody debris for bryophyte vegetation of semi-natural beech forests*. PhD Thesis, Budapest, 31 p.
- ÓDOR, P. HEILMANN-CLAUSEN, J., CHRISTENEN, M., AUDE, E., DORT, K.W., PILTAVER, A., SILLER, I., VEERKAMP, M.T., WALLEYN, R., STANDOVAR, T., HEES, A.F.M., KOSEC, J., MATOCEC, N., KRAIGHER, H., & GREBENC, T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biol. Conserv.* 131, 58–71.
- ÓDOR, P., & STANDOVAR, T. 2002. Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. *Commun. Ecol.* 3, 39–49.
- ÓDOR, P., DORT, K. V., AUDE, E., HEILMANN-CLAUSEN, J., & CHRISTENSEN, M. 2005. Diversity and composition of dead wood inhabiting bryophyte communities in European beech forests. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* 26-27, 85-102.

- PAAL, J., TURB, M., KÖSTER, T. RAJANDU, E. & LIIRA, J. 2011. Forest land-use history affects the species composition and soil properties of old-aged hillock forests in Estonia. *Journal of Forest Research* 16(3), 244–252.
- PIKE, L.H., DENISON, W.C., TRACY, D.M., SHERWOOD, M.A. & RHOADES, F.M. 1975. Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on old-growth conifers in Western Oregon. *The Bryologist* 78(4), 389–402.
- PIKE, L.H., RYDELL, R.A. & DENISON, W.C. 1977. A 400-year-old Douglas-fir tree and its epiphytes : biomass, surface area, and their distribution. *Can. J. For. Res.* 7, 680–699.
- PYLE, C., BROWN, M. M. 2002. The effects of microsite (logs versus ground surface) on the presence of forest floor biota in a second-growth hardwood forest. In: *Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. Pacific Southwest Research Station, pp. 393–403.
- RAMBO, T.R. & MUIR, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101, 366–377.
- ROLSTAD, J., GJERDE, I., GUNDERSEN, V. & SÆTERS DAL, M. 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16(1), 253–257.
- SILLETT, S.C. 1995. Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old Douglas-fir canopy in western Oregon. *The Bryologist* 98, 301–312.
- SÖDERSTRÖM, L. 1987. Dispersal as a limiting factor for distribution among epixylic bryophytes. *Symp. Biol. Hung* 35, 475–84.
- SÖDERSTRÖM, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation* 45, 169–178.
- SÖDERSTRÖM, L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in Northern Sweden. *The Bryologist* 92(3), 349–355.
- SUSKO, U. 1998. *Natural forests of Latvia. Investigations About Structures of Biological Diversity, Dependent Species and Forest History*. WWF, Rīga. 186 p.
- VANDERPOORTEN, A., SOTIAUX, A., & ENGELS, P. 2005. A GIS-based survey for the conservation of bryophytes at the landscape scale. *Biological Conservation* 121, 189–194.
- VELLAK, K. & INGERPUU, N. 2005. Management effects on bryophytes in Estonian forest. *Biodiversity and Conservation* 14, 3255–3263.
- VELLAK, K. & PAAL, J. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation* 8 (12), 1595–1620.
- WOODLAND TRUST 2007. *Back on the map. An inventory of ancient and long-established woodland for Northern Ireland Preliminary Report*, 20 p.
- ZIELONKA, T., & PIATEK, G. 2004. The herb and dwarf shrubs colonization on decaying logs in subalpine forests in the Tatra National Park. *Plant Ecology* 172, 63–72.